

Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México

J. A. González–Oreja, A. A. de la Fuente–Díaz–Ordaz,
L. Hernández–Santín, D. Buzo–Franco &
C. Bonache–Regidor

González–Oreja, J. A., De la Fuente–Díaz–Ordaz, A. A., Hernández–Santín, L., Buzo–Franco, D. & Bonache–Regidor, C., 2010. Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation*, 33.1: 31–45.

Abstract

Assessing non-parametric estimators of species richness. A case study with birds in green areas of the city of Puebla, Mexico.— Our objective was to evaluate the performance of non-parametric estimators of species richness with real data. During the 2003 breeding season, bird communities were sampled in two green areas in the city of Puebla (Mexico), and the corresponding sample-based rarefaction curves were obtained. Mean data were adjusted to two non-asymptotic and seven asymptotic accumulation functions, and the best model was selected by means of reliability criteria in information theory. The cumulative Weibull and the Beta-P functions were the best-fit models. Bias, precision and accuracy of five non-parametric estimators of species richness (ICE, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2, and Bootstrap) were then assessed for increasing sampling efforts (1–53 sampling units) against the asymptote of the selected accumulation functions. All the non-parametric estimators here evaluated underestimated true richness most of the time, specially in one of the sites. However, after combining data from the two assemblages, only ICE, and Jackknife 1 and 2 exhibited bias below 10% with different sampling efforts, and only Jackknife 1 was globally accurate (scaled mean squared error $\times 100 < 5\%$, even with low sampling efforts, ca. 20% of the total). Therefore, we propose using the Jackknife 1 non-parametric estimator as a lower bound to measure bird species richness in urban sites similar to those in the present study.

Key words: Accuracy, Bias, Biodiversity, Birds, Inventories, Jackknife, Precision, Urbanization.

Resumen

Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México.— Nuestro objetivo fue evaluar el desarrollo de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies con datos reales. Durante la temporada de cría de 2003 censamos las comunidades de aves en dos áreas verdes de la ciudad de Puebla (México), y obtuvimos las correspondientes curvas de rarefacción, que fueron ajustadas a dos funciones de acumulación de especies no asintóticas y siete asintóticas. Según criterios de la teoría de la información, la función de acumulación de Weibull o la Beta-P fueron las que mejor describieron estas curvas de acumulación, y asumimos que sus asíntotas estimaron la riqueza real en los dos sitios. Después evaluamos el sesgo, la precisión y la exactitud de cinco estimadores no paramétricos de la riqueza de especies (ICE, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap) para esfuerzos de muestreo crecientes (1–53 unidades de censo). Todos los estimadores no paramétricos aquí evaluados subestimaron la riqueza asintótica la mayor parte del tiempo, en especial en una de las comunidades. Sin embargo, tras combinar los datos de los dos sitios, sólo ICE, Jackknife 1 y Jackknife 2 mostraron sesgos menores al 10% con algún esfuerzo de muestreo, aunque únicamente Jackknife 1 tuvo una exactitud global alta (error medio relativo al cuadrado $\times 100 < 5\%$), incluso con esfuerzos de muestreo bajos (cerca del 20% del total de las unidades de censo). En conclusión, proponemos que el estimador no paramétrico Jackknife 1 puede usarse como un límite inferior de la riqueza de especies de aves en áreas urbanas similares a las de nuestro estudio.

Palabras clave: Exactitud, Sesgo, Biodiversidad, Aves, Inventarios, Jackknife, Precisión, Urbanización.

(Received: 12 VIII 09; Conditional acceptance: 18 XII 09; Final acceptance: 1 III 10)

José Antonio González-Oreja, Arturo Andrés de la Fuente-Díaz-Ordaz, Lorna Hernández-Santín, Daniela Buzo-Franco & Carolina Bonache-Regidor, Depto. de Ecosistemas. NEIKER-Tecnalia, Inst. Vasco de Investigación y Desarrollo Agrario, Parque Tecnológico Bizkaia, 48160 Derio, España (Spain).

Corresponding author: J. A. González-Oreja. E-mail: jgonzorj@hotmail.com

Introducción

Las medidas de la biodiversidad cumplen una función primordial en la evaluación del impacto de las actividades humanas sobre los sistemas ecológicos, y se han utilizado como un "barómetro" del estado general de los ecosistemas (Leitner & Turner, 2001). Teóricamente, la forma más directa e intuitiva de medir la biodiversidad es la riqueza (Sarkar, 2002; Magurran, 2004): el número de especies que habitan en una comunidad local, temporal y espacialmente homogénea. Ahora bien, en la práctica, la medida exacta y precisa de la riqueza no es una labor sencilla (Magurran, 2004), pues el número de especies observadas en una comunidad aumenta con el esfuerzo de muestreo invertido en la misma. Por ello, la riqueza debería determinarse sólo a partir de inventarios completos, lo que generalmente es poco práctico o muy difícil de lograr, si no imposible. Entonces, la mejor opción consiste en estimar el número de especies a partir de un muestreo previo (la ventana a través de la cual observamos el mundo ecológico; Leitner & Turner, 2001), incluso para organismos relativamente bien conocidos (Colwell & Coddington, 1994), como las aves (Walther & Martin, 2001).

Se han propuesto muchos métodos que estiman la riqueza, pero las aproximaciones más utilizadas en ecología son las siguientes (Colwell & Coddington, 1994; Chazdon et al., 1998): (a) extrapolación de la curva de acumulación de especies como una función del esfuerzo de muestreo, donde se asume que la riqueza total es el número de especies que se encontrarían con un esfuerzo infinito (asíntota); (b) estimación del número de especies aún no observadas, después de ajustar las abundancias de las especies a modelos de distribución paramétrica (como los descritos por la serie logarítmica, la serie log-normal, o la de Poisson log-normal) y (c) uso de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies, que se basan en el estudio de las especies raras y permiten estimar el número de nuevas especies a partir de las relaciones de abundancia o incidencia de las especies ya detectadas en el muestreo.

Algunos autores han considerado a los estimadores no paramétricos como el avance más importante en la medida de la biodiversidad en los últimos tiempos (Magurran, 2004). Entre ellos están los estimadores desarrollados por Chao (1984) basados en la abundancia o en la incidencia de las especies (Colwell & Coddington, 1994; Leitner & Turner, 2001; Chao, 2005), y los métodos basados en el remuestreo, como los estimadores de tipo Jackknife y las técnicas Bootstrap (Palmer, 1990). Estas técnicas son adiciones valiosas al conjunto de herramientas con que cuentan los ecólogos para cuantificar la biodiversidad (Longino et al., 2002) y evaluar las consecuencias de las actividades humanas sobre los ecosistemas (Walther & Martin, 2001). Aunque se han realizado ya algunas valoraciones de su desempeño (véase Walther & Moore, 2005), se necesitan nuevos estudios comparados de datos empíricos bajo la mayor diversidad posible de condiciones ambientales (Colwell & Coddington, 1994; Gotelli & Colwell, 2001; Leitner & Turner, 2001; Walther & Martin, 2001; Longino et al., 2002; Magurran, 2004).

El impacto de las actividades humanas sobre los sistemas ecológicos queda bien ejemplificado por los cambios en los usos del suelo derivados de la urbanización, cuyas consecuencias representan una seria amenaza a la conservación de la biodiversidad en todo el mundo (McKinney, 2002), y podrían suponer la erradicación de un elevado número de especies de los hábitats afectados (Marzluff et al., 2001a; Chace & Walsh, 2006), en especial en los países en vías de desarrollo situados en latitudes tropicales (Marzluff et al., 2001b). Ante esta situación, los ecólogos se enfrentan a las tareas de cuantificar el impacto de la urbanización sobre la biodiversidad, y de proponer medidas que permitan conservar la mayor biodiversidad posible en los ecosistemas urbanos (Marzluff et al., 2001a; Miller et al., 2001; Lim & Sodhi, 2004). En muchos casos, las áreas verdes urbanas representan los últimos espacios "naturales" en las grandes ciudades, y ofrecen un refugio potencial a una fracción de tamaño generalmente desconocido de la diversidad original (McDonnell & Pickett, 1990; Miller & Hobbs, 2002). Es el caso de las aves, que han sido consideradas como bioindicadores de los efectos de la urbanización (Savard et al., 2000). En este artículo, evaluamos el comportamiento de varios estimadores no paramétricos de la riqueza de especies en comunidades de aves de áreas verdes en un país con una población creciente en asentamientos urbanos, México (CONABIO, 2006).

Materiales y métodos

Área de estudio y muestreos de aves

El estudio se realizó en dos áreas verdes de la ciudad de Puebla, capital del Estado de Puebla (México): el Parque Ecológico "Revolución Mexicana" (Sitio 1; 56,5 ha), un área de esparcimiento de la población que cuenta con superficies arboladas dominadas por *Cassuarina equisetifolia*, *Fraxinus udhei* y *Pinus* sp. pl.; y el campus de la Universidad de las Américas Puebla (Sitio 2; 70,2 ha), un área verde rica en edificios dispersos en una matriz de jardines intervenidos y manchas arboladas, donde los árboles dominantes son *C. equisetifolia*, *Pinus montezumae* y *Cupressus lindleyi*. Para una mayor descripción de estos sitios, véase Barillas Gómez (2004) y González-Oreja et al. (en prensa).

Entre el comienzo de junio y principios de agosto de 2003, en cada uno de los dos sitios completamos 53 estaciones de escucha cualitativa (radio = 25 m; tiempo = 10 min; para detalles sobre el método, véase Fonderflick, 1998). Como máximo, cada día de trabajo de campo se realizaron nueve unidades de muestreo en un solo sitio, que estuvieron separadas por un mínimo de 250 m; todos los censos se iniciaron entre las 07:50 y las 10:50 am, registrando la presencia de todas las especies de aves vistas u oídas en cada una de las estaciones de escucha (Columbiformes, Cuculiformes, Piciformes y Passeriformes), sin incluir a las que sólo pasaban volando por encima del punto de muestreo. Para más información sobre la compo-

sición y estructura de las comunidades de aves en éstas y otras áreas verdes de la ciudad de Puebla, véase De la Fuente Díaz Ordaz (2003), Hernández Santín y Buzo Franco (2004) y González-Oreja et al. (2007, en prensa).

Estimas de la riqueza mediante extrapolación

Para evaluar con datos empíricos el desarrollo de estimadores de riqueza es necesario tener una idea previa del número real de especies en la comunidad (Leitner & Turner, 2001; Walther & Moore, 2005). Ahora bien, para determinar la riqueza real mediante el muestreo éste tiene que ser completo; en caso contrario, se puede ajustar la curva de riqueza acumulada a alguno de los modelos de acumulación de especies disponibles en la bibliografía, y extrapolar para un esfuerzo de muestreo infinito (Soberón & Llorente, 1993; Díaz-Francés & Soberón, 2005). En teoría, las funciones de acumulación de especies alcanzan una asíntota cuando la probabilidad de añadir una nueva especie al inventario alcanza finalmente el cero; entonces, se asume que la asíntota equivale a la riqueza real, sujeta al error de muestreo (incertidumbre) derivado del ajuste a los datos observados. Sin embargo, son no asíntóticas si dicha probabilidad nunca se hace nula (Soberón & Llorente, 1993).

Con los datos obtenidos en cada sitio construimos primero la curva suavizada de acumulación de especies observadas (*i.e.*, la curva de rarefacción basada en muestras, que representa la esperanza estadística del número de especies observado al remuestrear en el total de unidades de muestreo de cada sitio con esfuerzos crecientes; Gotelli & Colwell, 2001); así, obtuvimos el valor medio de especies observadas con 1, 2, 3... n unidades de muestreo (S_{obs} Mao Tao; Colwell et al., 2004). Después, ajustamos las curvas obtenidas a un conjunto de $R = 9$ modelos matemáticos, sin y con asíntota, ampliamente usados en estudios de ecología y biogeografía (Soberón & Llorente, 1993; Flather, 1996; Tjorve, 2003): los modelos potencial y exponencial (no asíntóticos), y los modelos descritos por las funciones de Clench, exponencial negativa, logística, de Morgan-Mercer-Flodin, de Chapman-Richards, acumulada de Weibull y Beta-P (asíntóticos; tabla 1).

Siguiendo una sugerencia de Walther & Moore (2005), utilizamos técnicas de selección de modelos basadas en la teoría de la información de Kullback-Leibler (K-L) y en métodos de máxima verosimilitud, que tienen en cuenta el principio de parsimonia, para obtener los modelos que mejor describen los datos (para una aproximación similar, véase Jiménez-Valverde et al., 2006; González-Oreja et al., 2010). Realizamos los ajustes de las curvas suavizadas de riqueza acumulada a los modelos antes citados usando técnicas de regresión no lineal implementadas en los programas Statistica vers. 7.0 (StatSoft, 2004) y GraphPad Prism vers. 5 (Motulsky & Christopoulos, 2003). En la mayoría de los casos, usamos los algoritmos "Simplex" o "Simplex & quasi-Newton", pero en algunos modelos aplicamos los algoritmos "Hooke-Jeeves & quasi-Newton"

o "Rosenbrock & quasi-Newton". Para evaluar la idoneidad de cada modelo a los datos de cada sitio calculamos el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc); AICc es una medida de la cantidad de información K-L que se pierde al sustituir una colección de datos reales por un modelo más sencillo que los describe: es más plausible el ajuste de los datos al modelo con la menor pérdida de información (el menor valor AICc). A partir de las diferencias de AICc entre cada modelo y el mejor evaluado ($\Delta AICc$), calculamos la verosimilitud mediante el peso de Akaike; los pesos de Akaike son una medida de la evidencia a favor de que el modelo i sea el mejor del conjunto R , teniendo en cuenta la pérdida de información K-L. Finalmente, asumimos que la asíntota del modelo mejor evaluado es la estima más acertada de la riqueza real en cada sitio de estudio. Para una explicación detallada de las técnicas basadas en la teoría de la información, así como para las fórmulas matemáticas de los cálculos AIC y relacionados, véase Anderson et al. (2000), Burnham & Anderson (2001) y Hobbs & Hilborn (2006).

Estimadores no paramétricos

Para esfuerzos de muestreo crecientes (de 1 a 53 unidades de muestreo), calculamos las curvas suavizadas de acumulación de especies estimadas según los siguientes estimadores no paramétricos (Chazdon et al., 1998; Colwell, 2006): el estimador de cobertura basado en la incidencia (ICE); el estimador Chao 2; los estimadores de tipo Jackknife de primer y segundo orden (Jack 1 y Jack 2), y el estimador de tipo Bootstrap. ICE se basa en el número de especies raras (las observadas en menos de 10 unidades de muestreo), mientras que Chao 2 tiene en cuenta a las especies observadas en exactamente una y dos unidades de muestreo; Jack 1 es una función del número de especies presentes en sólo una unidad de muestreo, mientras que Jack 2 considera también a las especies presentes en dos unidades de muestreo. Eliminamos el posible efecto del orden en el que se añaden las muestras a la curva mediante remuestreo aleatorio en el conjunto de unidades de muestreo de cada sitio (Colwell & Coddington, 1994). Seguimos a Walther & Moore (2005) y Colwell (2006), y en todos los cálculos que implican múltiples reordenaciones de muestras usamos 100 aleatorizaciones, con reemplazamiento. Realizamos todas las estimas mediante el programa EstimateS vers. 8.0 (Colwell, 2006), y exportamos los resultados de todas las reordenaciones aleatorias a un archivo de Microsoft® Office Excel donde calculamos el sesgo, la precisión y la exactitud de cada estimador para esfuerzos de muestreo crecientes.

Evaluación del desempeño de los estimadores no paramétricos

Un estimador robusto y exacto no debería ser sensible al tamaño de la muestra, y por encima de cierto umbral de unidades de muestreo debería permanecer más

Tabla 1. Estructura de los modelos de acumulación de especies no asintóticos y asintóticos, ajustados a las curvas de rarefacción de cada área de estudio. En todos los casos la variable dependiente [$S(x)$] fue la riqueza observada a acumulada (S_{obs} Mao Tao; valor medio obtenido tras 100 remuestreos con reemplazamiento), mientras que la variable independiente (x) fue el esfuerzo de muestreo (1–53 unidades de censo); k es el número de parámetros de cada modelo (a–d).

Table 1. Structure of non-asymptotic and asymptotic species accumulation models, adjusted to the rarefaction curves for each study site. In all cases the dependent variable [$S(x)$] was the accumulated observed richness (S_{obs} Mao Tao: mean value obtained after resampling 100 times with replacement), whereas the independent variable (x) was sampling effort (1–53 sampling units); k is the number of parameters of each model (a–d).

Modelo		$S(x)$	k	Asíntota
No asintóticos				
Potencial	Power	ax^b	2	–
Exponencial	Exp	$a+b\log(x)$	2	–
Asintóticos				
Clench	Clench	$ax/(1+bx)$	2	a/b
Exponencial negativo	NegExp	$a(1-\exp(-bx))$	2	a
Logístico	Log	$a/(1+\exp(-bx+c))$	3	a
Morgan–Mercer–Flodin	MMF	$ax^c/(b+x^c)$	3	a
Chapman–Richards	CR	$a(1-\exp(-bx))^c$	3	a
Weibull acumulado	CW	$a(1-\exp(-bx^c))$	3	a
Beta–P	Beta–P	$a(1-(1+(x/c)^d)^{-b})$	4	a

o menos estable alrededor de un valor (la riqueza estimada por el estimador; Chazdon et al., 1998; Leitner & Turner, 2001). Además, un estimador ideal debería alcanzar su propia asíntota mucho antes que la curva de acumulación de especies observadas, y aproximarse a ella de un modo no sesgado (Chazdon et al., 1998; Gotelli & Colwell, 2001; véase también Hortal et al., 2006). Por un lado, seguimos a Colwell & Coddington (1994), Chazdon et al. (1998) y Longino et al. (2002), y representamos gráficamente el valor de cada estimador a lo largo de esfuerzos de muestreo crecientes, inspeccionando su aproximación a la asíntota de la riqueza observada en cada sitio.

Por otro lado, y también para esfuerzos de muestreo crecientes, calculamos para cada sitio las siguientes medidas de desempeño de los estimadores (véase tabla 3 para las ecuaciones, y Walther & Moore, 2005 para una explicación más detallada): (a) sesgo, expresado como el porcentaje de la riqueza real de especies ($PAR = 100 \times SME + 100$), donde SME es el error medio relativo de las estimas obtenidas mediante el remuestreo con reemplazamiento; un valor $PAR > 100\%$ implica la sobreestima de la riqueza real, mientras que un valor $PAR < 100\%$ indica que el estimador subestima; (b) precisión, medida como el coeficiente de variación (CV) de todos los valores estimados en cada esfuerzo de muestreo; CV mide la repetibilidad de las estimas independientes, sin

tener en cuenta que el estimador sea sesgado o no y (c) exactitud, o la distancia global que separa al valor estimado del real, medido como el error medio relativo al cuadrado de las 100 estimas obtenidas en cada esfuerzo de muestreo (SMSE); un SMSE bajo indica que, en promedio, las estimas individuales están próximas al valor real, lo que se asocia a un sesgo bajo y una precisión alta; por lo tanto, la exactitud es generalmente la característica más deseable de las tres medidas consideradas (Hellmann & Fowler, 1999; Walther & Moore, 2005). Finalmente, evaluamos el desempeño global de los estimadores no paramétricos promediando los valores obtenidos en los Sitios 1 y 2. Como el esfuerzo de muestreo fue el mismo en ambos sitios, para las medidas de sesgo (PAR) y exactitud (SMSE) calculamos la media aritmética (Walther & Moore, 2005), mientras que para la medida de precisión (CV) calculamos la media geométrica (una forma correcta de promediar variables que se expresan como porcentajes o proporciones; Zar, 1999).

Resultados

Breve descripción de las avifaunas

En total, en el Sitio 1 se observaron 15 especies de aves, de las que 8 estuvieron presentes en más del

10% de las unidades de muestreo; el zanate mexicano (*Quiscalus mexicanus*) fue la especie más frecuente (pues se localizó en el 94,4% de las unidades de muestreo), seguida por la tórtola colalarga (*Columbina inca*) y el tordo ojo rojo (*Molothrus aeneus*) (registradas ambas en el 43,4% de las unidades de muestreo). Tres especies se encontraron en sólo dos unidades de muestreo (el jilguero dominico, *Carduelis psaltria*; el gorrión casero, *Passer domesticus*, y el tordo dorso rufo, *Turdus rufopalliatus*), y no hubo ninguna especie que se observara en sólo una unidad de muestreo.

En el Sitio 2 se observaron 27 especies, de las que 18 se registraron en más del 10% de las unidades de muestreo; la especie más frecuente también fue el zanate mexicano (79,3% de las unidades de muestreo), seguida por el mosquero cardinal (*Pyrocephalus rubinus*, 62,3%), el toquí pardo (*Pipilo fuscus*, 56,6%) y el cuilacoche pico curvo (*Toxostoma curvirostre*; 50,9%). Una especie (el tirano tropical, *Tyrannus melancholicus*) se observó en sólo dos unidades de muestreo, y cinco más en una única unidad de muestreo (el carpintero de pechera, *Colaptes auratus*; una especie de bolsero, *Icterus* sp.; el reyezuelo sencillo, *Regulus calendula*; el estornino pinto, *Sturnus vulgaris* y el chipe corona negra, *Wilsonia pusilla*).

Evaluación de los estimadores. Sitio 1

En el Sitio 1, la curva suavizada de riqueza acumulada perdió gradualmente pendiente al incrementar el número de unidades de muestreo, tendiendo claramente hacia una asíntota próxima a 15 especies (fig. 1). El número medio de especies registradas en sólo una unidad de muestreo descendió gradualmente desde un valor próximo a 4 con bajos esfuerzos de muestreo hasta un valor final cercano a 1, lo que sugiere la idoneidad de la labor de muestreo (fig. 2). Los nueve modelos de acumulación de especies se ajustaron de modo notable a los datos (coeficientes de determinación, R^2 , siempre mayores a 90%, que fue la bondad del ajuste del peor modelo: el potencial, no asintótico), y cinco se ajustaron excepcionalmente bien (todos ellos asintóticos: $R^2 > 99\%$; tabla 2). El que mejor describió el comportamiento de la riqueza en el Sitio 1 fue el acumulado de Weibull (CW: AICc = -429,8; $w_i = 0,845$), seguido por el Beta-P (β P: AICc = -426,4; $w_i = 0,155$); los demás tuvieron valores AICc claramente mayores, por lo que la evidencia a su favor fue mucho menor (en realidad, despreciable: $w_i < 10^{-22}$; tabla 2). Los dos modelos mejor

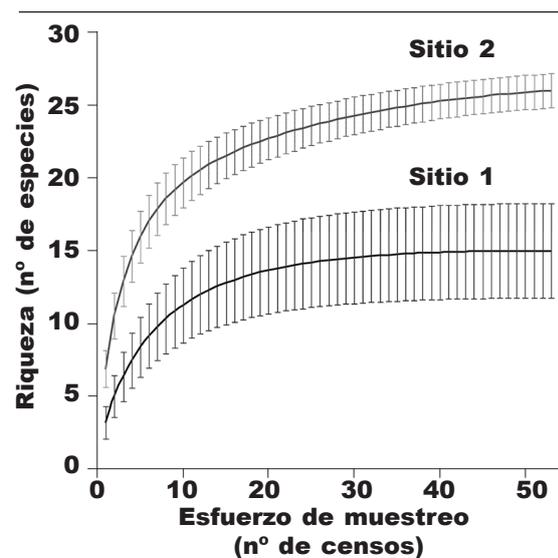


Fig. 1. Curvas suavizadas de acumulación de la riqueza observada (curvas de rarefacción basadas en muestras) para las comunidades de aves en Sitio 1 y Sitio 2. En cada caso se muestra el valor medio (y la desviación estándar, barras de error) del número de especies (S_{obs} Mao Tao, obtenido tras 100 remuestros con reemplazamiento), según esfuerzos de muestreo crecientes (1–53 unidades de censo).

Fig. 1. Smooth richness accumulation curves (sample-based rarefaction curves) for bird assemblages in Site 1 and Site 2. In both cases the mean value (and the standard deviation, error bars) of the number of species (S_{obs} Mao Tao, obtained after resampling 100 times with replacement) are shown, for increasing sampling efforts (1–53 sampling units).

soportados por los datos tuvieron la misma asíntota (15,17; error estándar de la asíntota en el modelo CW = 0,006; intervalo de confianza al 95% para la asíntota en el modelo CW: 15,16–15,18). Asumimos que 15,17 fue la mejor estima disponible de la riqueza en el Sitio 1; esto confirma la idoneidad del muestreo, pues habríamos observado a la práctica totalidad de las especies presentes (98,9%).

Fig. 2. Smooth richness accumulation curves for the non-parametric estimators ICE, Chao 2, Jack 1, Jack 2, and Bootstrap, for the bird assemblage in Site 1. In each panel the mean values, and the standard deviation (error bars), of the number of species estimated after resampling 100 times with replacement is shown, for increasing sampling efforts (1–53 sampling units). For comparative purposes, each panel also shows the asymptotic richness value estimated by means of the best species accumulation function (upper horizontal line; see table 2), and the value of S_{obs} Mao Tao (curve below the estimator line). The bottom right panel shows the evolution of the number of species in exactly one and two sampling units.

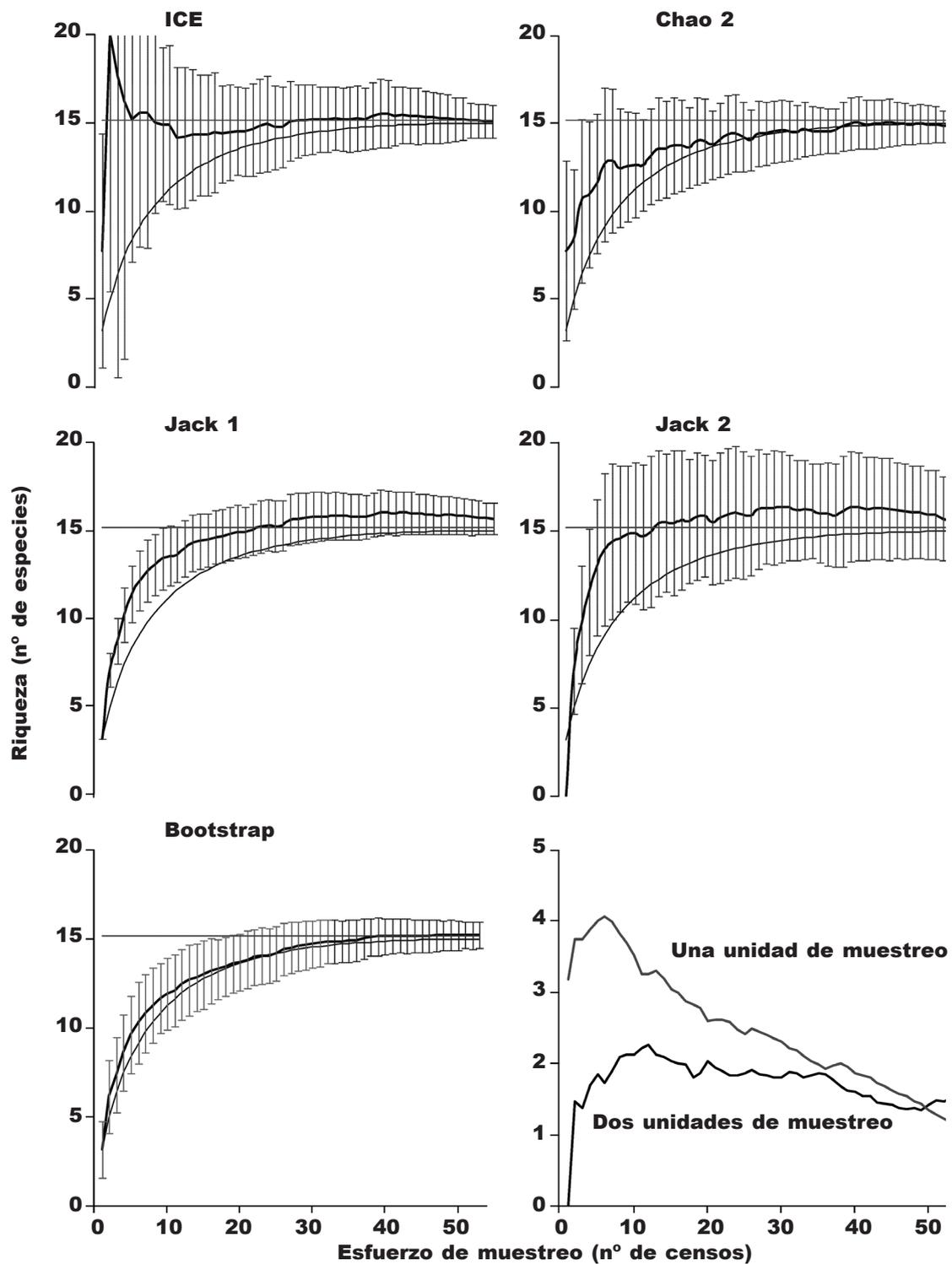


Fig. 2. Curvas suavizadas de acumulación de la riqueza según los estimadores no paramétricos ICE, Chao 2, Jack 1, Jack 2 y Bootstrap, para la comunidad de aves del Sitio 1. En cada panel se muestra el valor medio, y la desviación estándar (barras de error), del número de especies estimado tras 100 remuestreos con reemplazamiento, según esfuerzos de muestreo crecientes (1–53 unidades de censo). Con propósitos comparativos, en cada panel se muestra el valor de riqueza asintótica estimado según la mejor función de acumulación de especies (línea horizontal superior; véase tabla 2), y el valor de S_{obs} Mao Tao (curva por debajo de la curva del estimador). El panel inferior derecho muestra la evolución del número de especies presentes en exactamente una y dos unidades de censo.

Tabla 2. Resultados del ajuste de los modelos de acumulación de especies de la tabla 1 a las curvas de rarefacción del Sitio 1 y Sitio 2. Para cada modelo se muestra la suma de cuadrados (SS), el coeficiente de determinación (R^2 [%]), el valor Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), la diferencia de AICc entre cada modelo y el más plausible (Δ AICc), el peso de Akaike (w_i), y la asíntota. Los valores en *cursiva* muestran asíntotas por debajo de la riqueza total observada en cada sitio, mientras que los valores en **negrita** muestran la asíntota del modelo mejor evaluado.

*Table 2. Results of the adjustment of the species accumulation models in table 1 to the rarefaction curves from Site 1 and Site 2. For each model, the sum-of-squares (SS), the coefficient of determination (R^2 [%]), the value of the Akaike Information Criterion corrected for small samples (AICc), the difference in AICc with the most plausible model (Δ AICc), the Akaike weight (w_i), and the asymptote are shown. *Italic values show asymptotes below the total observed richness for each site, whereas bold face values show the asymptote of the best assessed model.**

Modelo	SS	R^2 (%)	AICc	Δ AICc	w_i	Asíntota
Sitio 1						
CW	0,01	99,99	-429,80	0,00	0,845	15,17
Beta-P	0,01	99,99	-426,41	3,39	0,155	15,17
CR	0,09	99,98	-330,22	99,58	$2,0 \times 10^{-22}$	15,04
MMF	1,05	99,74	-201,57	228,23	$2,3 \times 10^{-50}$	16,41
Clench	1,19	99,70	-197,19	232,61	$2,6 \times 10^{-51}$	16,66
NegExp	7,57	98,09	-98,88	330,92	$1,2 \times 10^{-72}$	14,72
Log	7,88	98,02	-94,56	335,24	$1,3 \times 10^{-73}$	14,73
Exp	15,29	96,15	-61,64	368,16	$9,6 \times 10^{-81}$	
Power	39,56	90,03	-11,26	418,54	$1,1 \times 10^{-91}$	
Sitio 2						
Beta-P	0,06	99,99	-355,31	0,00	1	33,33
MMF	0,47	99,95	-243,40	111,91	$5,0 \times 10^{-25}$	29,45
CW	2,49	99,72	-155,65	199,67	$4,4 \times 10^{-44}$	26,68
CR	5,65	99,37	-112,13	243,18	$1,6 \times 10^{-53}$	25,95
Clench	6,67	99,25	-105,61	249,70	$5,9 \times 10^{-55}$	27,21
Exp	13,13	98,53	-69,72	285,60	$9,6 \times 10^{-63}$	
Log	39,81	95,53	-8,68	346,64	$5,4 \times 10^{-76}$	25,10
Pow	51,83	94,18	3,06	358,37	$1,5 \times 10^{-78}$	
NegExp	72,60	91,84	20,92	376,23	$2,0 \times 10^{-82}$	24,62

En general, todos los estimadores no paramétricos evaluados estuvieron siempre por encima de los valores de riqueza observada en el Sitio 1 (S_{obs} Mao Tao; fig. 2). Con esfuerzos de muestreo de menos de 5 unidades de muestreo (ca. 10% del total), ICE sobreestimó la riqueza asíntótica del Sitio 1 (fig. 2), pero después se mantuvo casi constante y muy próximo a la asíntota de los modelos CW y Beta-P, aunque mostró un ligero sesgo en general negativo (96% < PAR < 100,5; tabla 3). Los estimadores Chao 2, Jack 1, Jack 2 y Bootstrap se aproximaron suavemente a la riqueza asíntótica con esfuerzos de muestreo crecientes, aunque Jack 1 y 2 mostraron

un ligero sesgo positivo (PAR > 100%) a lo largo de gran parte del muestreo (fig. 2, tabla 3). En términos de precisión, ICE fue el peor estimador con esfuerzos de muestreo muy bajos (menos del 20% de las unidades de muestreo: CV > 30%), y Jack 2 fue el peor estimador con mayores esfuerzos de muestreo (más del 35% de las unidades de muestreo: CV > 15%, incluso con el 100% del esfuerzo de muestreo); el estimador Bootstrap fue siempre el más preciso, llegando a valores CV < 10% con 30 unidades de muestreo o más (fig. 2, tabla 3).

En el Sitio 1, Jack 1 fue el estimador que alcanzó una exactitud global mayor al 95% con un menor es-

Tabla 3. Medidas relativas del desempeño: sesgo, expresado como el porcentaje de la riqueza real estimado (PAR); precisión, expresada como el coeficiente de variación (CV) y exactitud, medida como el error medio relativo al cuadrado (SMSE) de cada estimador no paramétrico ICE, Chao 2, Jack 1, Jack 2 y Bootstrap, en el Sitio 1, Sitio 2 y en promedio. Los promedios de PAR y SMSE son medias aritméticas; los promedios de CV son medias geométricas (Zar, 1999). En todos los casos, se muestran los valores correspondientes para esfuerzos de muestreo crecientes (según unidades de censo (de 5 a 53) y porcentaje del total del muestreo del 9,4 al 100%). En negrita se muestran valores de PAR entre 90 y 110%, o CV < 10%, o SMSE x 100 < 10%. Ecuaciones: $PAR = 100 \times SME + 100$; $SME = (1/An)\sum_i (E_i - A)$; y $SMSE = (1/A^2n)\sum_i (E_i - A)^2$, donde A es el valor de la asíntota, n es el número de muestras, y E_i es el valor del estimador en la muestra i. Para más detalles, véase Walther & Moore (2005).

Table 3. Relative performance measures: bias, expressed as the percent of actual richness (PAR); precision, expressed as the coefficient of variation (CV); and accuracy, expressed as the scaled mean squared error (SMSE) of the non-parametric estimators ICE, Chao 2, Jack 1, Jack 2, and Bootstrap, for Site 1, Site 2, and average. Averages for PAR and SMSE are arithmetic means, averages for CV are geometric means (Zar, 1999). In all cases, values are shown for increasing sampling efforts (from 5 to 53 sampling units, and from 9.4 to 100% of total sampling effort). In bold values of PAR between 90 and 110%, as are values of CV < 10%, and SMSE x 100 < 10%. Equations: $PAR = 100 \times SME + 100$; $SME = (1/An)\sum_i (E_i - A)$; and $SMSE = (1/A^2n)\sum_i (E_i - A)^2$, where A is the asymptotic or total species richness, n is the number of samples, and E_i is the estimated species richness for the i sample. For more details, see Walther & Moore (2005).

Nº censos	PAR(%)					CV(%)					SMSE x 100				
	5	10	20	30	53	5	10	20	30	53	5	10	20	30	53
% del total	9,4	18,9	37,7	56,6	100	9,4	18,9	37,7	56,6	100	9,4	18,9	37,7	56,6	100
Sitio 1															
ICE	100,4	98,5	95,8	100,5	99,7	52,8	30,2	17,1	12,1	6,0	28,1	8,8	2,9	1,5	0,4
Chao	76,3	83,4	90,8	96,1	98,0	45,1	26,2	18,9	11,9	6,4	17,5	7,6	3,8	1,5	0,4
Jack 1	75,1	89,6	98,4	104,2	103,3	25,1	19,8	14,5	11,4	7,1	9,7	4,2	2,1	1,6	0,6
Jack 2	85,4	98,2	102,3	107,8	101,4	29,6	26,6	22,5	18,1	15,7	8,5	6,9	5,4	4,4	2,6
Bootstrap	63,6	78,6	90,3	97,1	100,4	22,5	16,7	11,6	9,0	4,8	15,3	6,3	2,0	0,9	0,2
Sitio 2															
ICE	63,7	67,4	71,8	75,5	80,6	29,1	19,1	2,6	13,1	9,2	16,6	12,3	8,8	7,0	4,3
Chao	256,8	66,3	71,2	74,7	79,3	32,5	27,3	14,8	17,0	11,5	22,1	14,7	9,4	8,0	5,1
Jack 1	58,7	68,8	75,4	78,3	82,9	19,7	16,8	11,8	12,3	8,9	18,4	11,1	6,8	5,6	3,5
Jack 2	63,8	73,8	79,5	80,8	84,5	24,1	22,1	15,8	17,8	14,5	15,5	9,5	5,8	5,7	3,9
Bootstrap	51,3	61,8	69,5	73,4	78,8	17,3	14,4	10,1	9,8	6,7	24,5	15,4	9,8	7,6	4,8
Promedio															
ICE	82,0	83,0	83,8	88,0	90,1	39,2	24,0	14,7	12,6	7,4	22,4	10,6	5,8	4,2	2,3
Chao 2	66,6	74,8	81,0	85,4	88,7	38,3	26,8	16,7	14,2	8,6	19,8	11,1	6,6	4,7	2,8
Jack 1	66,9	79,2	86,9	91,3	93,1	22,2	18,3	13,0	11,8	7,9	14,1	7,7	4,4	3,6	2,1
Jack 2	74,6	86,0	90,9	94,3	93,0	26,7	24,3	18,9	17,9	15,1	12,0	8,2	5,6	5,1	3,2
Bootstrap	57,5	70,2	79,9	85,2	89,6	19,7	15,5	10,8	9,4	5,7	19,9	10,9	5,9	4,2	2,5

fuerzo de muestreo: con sólo 10 unidades de muestreo (prácticamente el 20% del total), SMSE x 100 = 4,2%, y descendió aún más hasta un valor final de 0,6% (tabla 3). Los demás estimadores tuvieron una exactitud

similar tan sólo con 20 unidades de muestreo o más, excepto Jack 2 (que sólo mostró tal exactitud con esfuerzos de muestreo aún mayores, de 30 unidades de muestreo o más; tabla 3).

Evaluación de los estimadores. Sitio 2

En el Sitio 2, la curva suavizada de riqueza acumulada perdió pendiente de modo menos marcado que en el Sitio 1, y la tendencia asintótica no fue tan clara (fig. 1). El número medio de especies observadas en una unidad de muestreo descendió desde cerca de 7 con bajos esfuerzos de muestreo a casi 2,8 al final; el número medio de especies observadas en dos unidades de muestreo no mostró tendencia a descender, y estuvo próximo a 2,5 a lo largo de todo el estudio (fig. 3). Ambas observaciones sugieren la presencia de más especies, aún no detectadas. Cinco funciones de acumulación de especies, todas ellas asintóticas, mostraron coeficientes de determinación $R^2 > 99\%$, pero sólo una estuvo bien soportada por los datos: el modelo Beta-P ($AICc = -355,3$; $w_i = 1$); en los demás casos, la evidencia a su favor fue despreciable (tabla 2), lo que revela su poca adecuación a los datos; es más, la asintota de cuatro modelos estuvo incluso por debajo de la riqueza total observada en el Sitio 2. La asintota del mejor modelo fue 33,3 (error estándar de la asintota en el modelo Beta-P = 0,269; intervalo de confianza al 95% para la asintota en el modelo Beta-P: 32,79–33,88). Asumimos que 33,3 fue la mejor estima disponible de la riqueza en el Sitio 2; esto refuerza la observación anterior sobre la menor calidad global del muestreo en el Sitio 2 que en el Sitio 1, pues habríamos observado al 81,8% de su riqueza total.

Con esfuerzos de muestreo muy pequeños, ICE tuvo valores PAR $> 100\%$ (fig. 3), pero después mostró un comportamiento similar a S_{obs} Mao Tao, aunque siempre por encima (*i.e.*, con menor sesgo). Los estimadores Jack 1, Jack 2 y Bootstrap mostraron un mismo comportamiento, pues crecieron gradualmente hacia su propia asintota; sin embargo, Bootstrap describió una curva muy similar a S_{obs} Mao Tao, aunque ligeramente por encima (fig. 3). En el Sitio 2, Jack 2 fue siempre el estimador menos sesgado, aunque sus valores PAR estuvieron sólo entre el 63,8% y el 84,5% de la riqueza asintótica. Con esfuerzos de muestreo muy bajos, el peor estimador en términos de precisión fue ICE (con menos de 5 unidades de muestreo; tabla 3), y Jack 2 con cualquier número mayor de unidades de muestreos; el estimador más preciso fue siempre Bootstrap ($17,3\% < CV < 6,7\%$; fig. 3; tabla 3). Con esfuerzos de muestreo de 10 unidades de muestreo o más, el SMSE x 100 de Jack 2 estuvo

siempre por debajo del 10%, y bajó hasta un valor final del 3,9% (tabla 3). Los demás estimadores no paramétricos aquí evaluados tuvieron valores $SMSE \times 100 < 10\%$ solamente con 20 unidades de muestreo o más (aunque Jack 1 fue un estimador ligeramente menos exacto que Jack 2 con sólo 10 unidades de muestreo: $SMSE \times 100 = 11,1\%$).

Evaluación global de los estimadores

Tras combinar los datos de los Sitios 1 y 2, sólo tres estimadores mostraron un sesgo menor al 10% con algún esfuerzo de muestreo: ICE (pero sólo con el 100% del esfuerzo de muestreo), Jack 1 (con algo más del 50% de las unidades de muestreo) y Jack 2 (aún con esfuerzos de muestreo tan bajos como el 37,7% de las unidades de muestreo; tabla 3). En general, todos los estimadores subestimaron la riqueza asintótica, aunque este sesgo disminuyó con mayores esfuerzos de muestreo, y ningún otro mostró sesgos menores del 5%. En términos de sesgo, los peores estimadores fueron Bootstrap y Chao 2 (menores valores PAR; tabla 3).

En términos de exactitud global, el mejor estimador fue Jack 1: fue el único de los estimadores evaluados con valores promedio $SMSE \times 100 < 5\%$ aún con esfuerzos de muestreo sólo ligeramente por encima del 20% del total; su exactitud global aumentó con esfuerzos mayores (por ejemplo, con cerca de la mitad de todas las unidades de muestreo: $SMSE \times 100 = 3,6\%$; tabla 3). Después de Jack 1, el siguiente mejor estimador fue Jack 2 (que fue el mejor estimador con esfuerzos de muestreo muy bajos, aunque $SMSE \times 100 > 10\%$; tabla 3).

Discusión

A pesar de que la biodiversidad es un concepto que no se puede reducir a un único número (Sarkar, 2002; Magurran, 2004), hay razones que sustentan el uso de la riqueza de especies como un indicador ecológico del estado general de los ecosistemas (Hellmann & Fowler, 1999; Dale & Beyeler, 2001). Pero, los métodos simples para medir la riqueza, como el número de especies observado, dependen de modo muy marcado del tamaño de la muestra, y exhiben generalmente un sesgo negativo (Colwell & Coddington, 1994; Gotelli & Colwell, 2001; Leitner & Turner, 2001). En términos de sesgo, en nuestro estudio la riqueza observada (S_{obs} Mao Tao) fue

Fig. 3. Smooth richness accumulation curves for the non-parametric estimators ICE, Chao 2, Jack 1, Jack 2, and Bootstrap, for the bird assemblage in Site 2. In each panel the mean value and the standard deviation (error bars), of the number of species estimated after resampling 100 times (with replacement) is shown, for increasing sampling efforts (1–53 sampling units). For comparative purposes, each panel also shows the asymptotic richness value estimated by means of the best species accumulation function (upper horizontal line; see table 2), and the value of S_{obs} Mao Tao (curve below the estimator line). The bottom right panel shows the evolution of the number of species in exactly one and two sampling units.

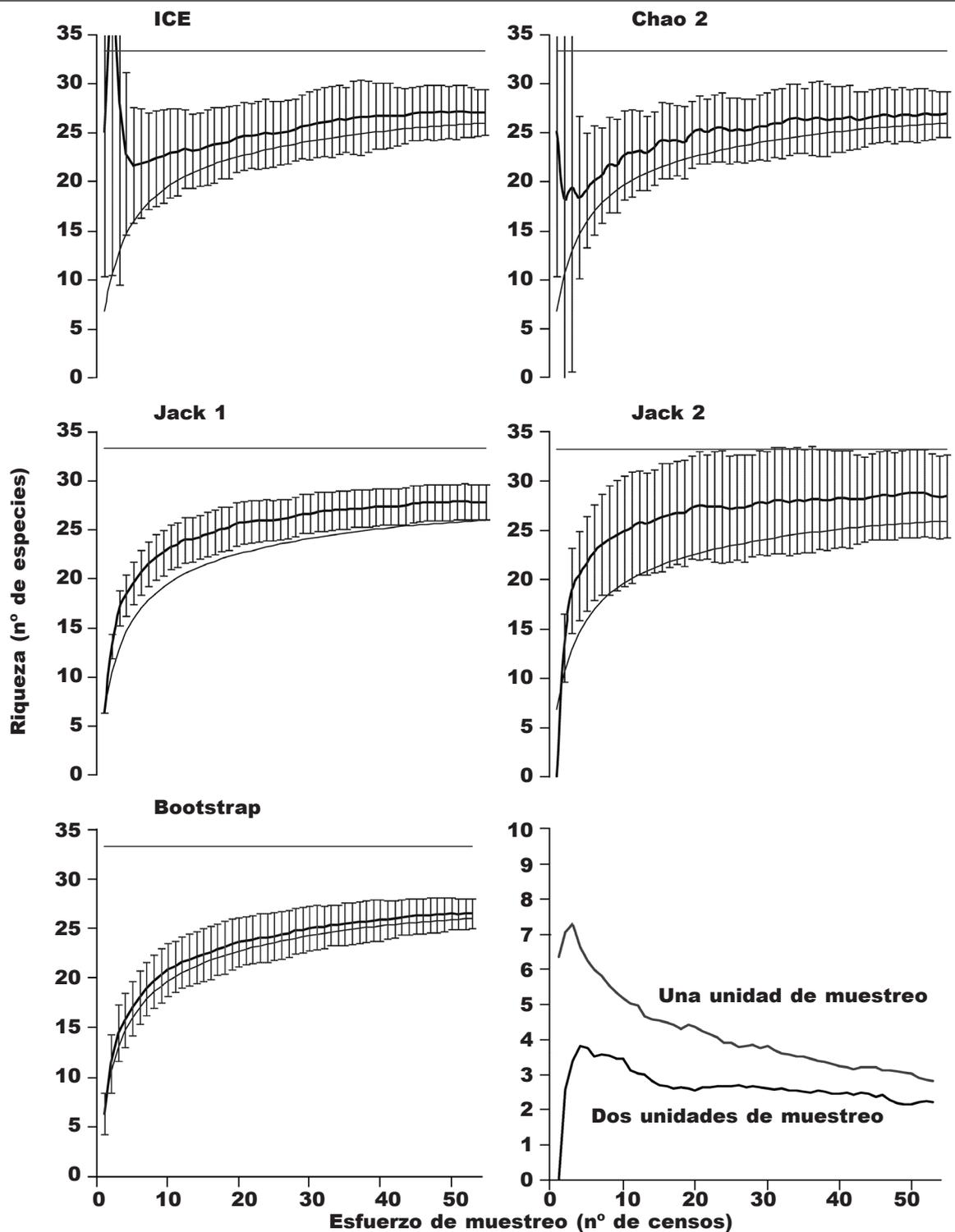


Fig. 3. Curvas suavizadas de acumulación de la riqueza según los estimadores no paramétricos ICE, Chao 2, Jack 1, Jack 2 y Bootstrap, para la comunidad de aves del Sitio 2. En cada panel se muestra el valor medio y la desviación estándar (barras de error), del número de especies estimado tras 100 remuestreos con reemplazamiento, según esfuerzos de muestreo crecientes (1–53 unidades de censo). Con propósitos comparativos, en cada panel se muestra el valor de riqueza asintótica estimado según la mejor función de acumulación de especies (línea horizontal superior; véase tabla 2), y el valor de S_{obs} Mao Tao (por debajo de la curva del estimador). El panel inferior derecho muestra la evolución del número de especies presentes en exactamente una y dos unidades de muestreo.

también la peor forma de medir el número real de especies (figs. 2, 3). ¿Pueden los estimadores no paramétricos de la riqueza de especies aquí evaluados reducir este sesgo y aumentar la exactitud, incluso con un menor esfuerzo de muestreo?

Para valorar el comportamiento de los estimadores con datos reales es necesario conocer el número de especies de la comunidad (Walther & Moore, 2005), información que se puede obtener mediante otras aproximaciones. Los métodos usados para este fin incluyen la opinión bien informada de expertos locales (*i.e.*, una *guesstimate*; Walther & Moore, 2005; para un ejemplo de su uso, véase Hortal et al., 2006), o la extrapolación a partir del ajuste de los datos a funciones matemáticas que describen el proceso de acumulación de especies (Soberón & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994; Gotelli & Colwell, 2001; Walther & Moore, 2005). A menos que la comunidad se haya muestreado de modo exhaustivo, estas curvas subestimarán también la riqueza real de un modo desconocido (Magurran, 2004), por lo que es importante que la función utilizada para modelar los datos empíricos presente un buen ajuste a los mismos (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003; López-Gómez & Williams-Linera, 2006), aspecto al que no siempre se le ha prestado la debida atención en la literatura (O'Hara, 2005).

Soberón & Llorente (1993) presentaron tres modelos que han sido usados por muchos autores para estimar el número de especies en sus comunidades de estudio (el modelo de dependencia lineal, el exponencial negativo, y la ecuación de Clench), y justificaron la elección *a priori* de un único modelo con base en criterios teóricos (véase, también, Moreno, 2001). Sin duda, reducir a tres el conjunto de los posibles modelos matemáticos que describen la acumulación de especies, o peor aún a un único modelo, aumenta la probabilidad de que la función que mejor los describe quede fuera del conjunto. Sin embargo, Colwell & Coddington (1994) defendieron una aproximación empírica, claramente diferente: el ajuste de los datos a todos los modelos razonables disponibles, y su evaluación "por los medios más rigurosos disponibles" (*sic*; véase también Díaz-Francés & Soberón, 2005). Aunque la cantidad de funciones matemáticas que pueden describir las curvas de acumulación de especies es muy amplia (Flather, 1996; Thompson et al., 2003; Tjorve, 2003; Jiménez-Valverde et al., 2006), lo cierto es que muchos autores han asumido un único modelo en sus estudios: el modelo de Clench, también conocido como la función de Michaelis-Menten (Chazdon et al., 1998; Brose & Martinez, 2004; Canning-Clode et al., 2008; Williams, 2008), implementada igualmente en varios de los programas disponibles, como *EstimateS* (Colwell, 2006). Si el ajuste se realiza para calcular la asíntota, y asumir después que es la mejor estima de la riqueza del sitio de estudio, entonces ajustar los datos a un conjunto reducido de modelos puede llevar a resultados erróneos en la evaluación de los estimadores, errores que pasarán generalmente inadvertidos.

En este artículo ajustamos las curvas suavizadas de acumulación de especies a dos modelos no asintóticos y siete modelos asintóticos utilizados en estudios de ecología y biogeografía (Chazdon et al., 1998; Moreno & Halffter, 2000; Jiménez-Valverde & Hortal, 2003; Thompson et al., 2003; Jiménez-Valverde et al., 2006; Díaz-Francés & Soberón, 2005; O'Hara, 2005). En resumen, tras comparar la evidencia que soportaba a unos y otros modelos, mediante técnicas basadas en la teoría de la información que tienen en cuenta el principio de parsimonia, las curvas de acumulación de especies se ajustaron mejor a modelos asintóticos relativamente complejos en su estructura (en concreto, el modelo de Weibull acumulado y el Beta-P) que a modelos más sencillos que han sido más utilizados en ecología (como el de Clench). Esta misma observación ha sido realizada ya por otros autores (Flather, 1996; Jiménez-Valverde et al., 2006; González-Oreja et al., 2010), y sugiere que la aplicación indiscriminada de modelos tradicionalmente aceptados por la comunidad científica puede no resultar siempre acertada. Cuando el inventario está prácticamente completo, las diferencias en las estimas asintóticas de riqueza que ofrecen los distintos modelos pueden ser pequeñas; es el caso del Sitio 1 de nuestro estudio (rango: 14,7-16,7; tabla 2). Sin embargo, cuando el inventario es de peor calidad, pues quedan aún más especies por añadir a la lista, o hay especies transitorias (véase más abajo), las diferencias pueden ser notables; es el caso del Sitio 2 (rango: 24,6-33,3).

Tras asumir que la asíntota del mejor modelo en cada sitio es una estima confiable del número de especies de aves presentes, evaluamos el desempeño de los diferentes estimadores no paramétricos de la riqueza. No hay un estimador que sea "el mejor" en todas las situaciones, o que resulte especialmente indicado para un grupo concreto de organismos (Walther & Morand, 1998; Walther & Moore, 2005). Por ello, autores diferentes, que han aplicado diversos criterios de evaluación, han reportado distintos comportamientos de los estimadores. Como un primer resumen, Walther & Moore (2005) revisaron 14 estudios en los que se comparaba el desempeño de varios estimadores, y concluyeron que la riqueza observada es generalmente el peor, mientras que los estimadores de Chao y los de tipo Jackknife (como Jack 1 y Jack 2), son generalmente los que mejor se comportan (véase también Hortal et al., 2006; López-Gómez & Williams-Linera, 2006; Canning-Clode et al., 2008, o Williams, 2008). En este estudio utilizamos criterios gráficos "blandos", como los utilizados por Colwell & Coddington (1994), Chazdon et al. (1998) y Longino et al. (2002), y criterios estadísticos "duros", más rigurosos, como los utilizados por Walther & Moore (2005). Los criterios "blandos" tienen en cuenta la estabilidad-sensibilidad de los estimadores a los cambios en el esfuerzo de muestreo. Esta aproximación ha sido criticada por Walther & Morand (1998), pues un estimador más o menos estable, cuyos valores no cambian a lo largo de esfuerzos de muestreo crecientes, puede ser igualmente un estimador sesgado o impreciso.

Los criterios "duros" aplicados en nuestro estudio mostraron que los estimadores evaluados también subestimaron la riqueza asintótica. Ahora bien, este error fue mayor en el Sitio 2, en el que encontramos varias especies de aves que podemos calificar de transitorias o "turistas" (literalmente, *tourist species*), que no forman parte de las comunidades estudiadas, y que pueden "inflar" los valores de las estimas (Magurran, 2007). Es el caso del carpintero de pechera, o de las observaciones muy tempranas (inicios de agosto) del reyezuelo sencillo y el chipe corona negra (datos propios inéditos). Con base en métodos tradicionalmente aplicados en estudios de captura y recaptura, otros autores han analizado los cambios espaciales en la riqueza y la composición de las comunidades de aves cuando la probabilidad de detección de las especies es heterogénea (véase, por ejemplo, Boulinier et al., 1998; Nichols et al., 1998). Es posible que estos métodos ayuden a mejorar los estudios de biodiversidad en áreas urbanas.

En ciertos escenarios, unos estimadores pueden ser los mejor evaluados en términos de sesgo, y otros diferentes en términos de precisión, por lo que sería difícil recomendar unos u otros; en estos casos, el análisis global (*i.e.*, exactitud) podría oscurecer la evaluación. Aún así, el examen combinado de los resultados obtenidos en nuestros dos sitios de estudio, sitios que varían en la calidad de sus inventarios y en la importancia relativa de las especies transitorias, revela que el mejor estimador (en términos de exactitud global) fue Jackknife 1. Fue el único de los cinco estimadores evaluados con una exactitud global por encima del 95%, incluso con esfuerzos de muestreo bajos (cerca del 20% de todas las unidades de muestreo; tabla 3). Por ello, a falta de análisis de evaluación en otros sitios de interés, y aunque es muy posible que los mejores estimadores sean específicos de cada caso (Walther & Morand, 1998), proponemos usar el estimador no paramétrico Jackknife 1 como un límite inferior de la riqueza real de especies de aves en áreas verdes y otros entornos urbanos comparables a los de este estudio.

Agradecimientos

El trabajo de campo se realizó con cargo al Proyecto "Estudios de la avifauna de Puebla y su entorno", financiado por el Decanato de Investigación y Postgrado de la Universidad de las Américas Puebla (Puebla, México). Agradecemos a Robert K. Colwell, Eloísa Díaz Francés, Joaquín Hortal, Jorge Lobo y Claudia Moreno su ayuda con algunas dudas surgidas durante la realización de este estudio. Tres revisores anónimos, y el Editor de la revista, leyeron y criticaron constructivamente dos versiones previas de este trabajo, aportando varias ideas para su mejora.

Referencias

Anderson, D. R., Burnham, K. P. & Thompson, W. L., 2000. Null hypothesis testing: problems,

prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management*, 64: 912–923.

Barillas-Gómez, A., 2004. *Estructura de la vegetación arbórea en los parques de la zona urbana Puebla-Cholula*. Tesis Profesional, Universidad de las Américas Puebla, Puebla.

Boulinier, T., Nichols, J. D., Sauer, J. R., Hines, J. E. & Pollock, K. H., 1998. Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, 79: 1018–1028.

Brose, U. & Martinez, N. D., 2004. Estimating the richness of species with variate mobility. *Oikos*, 105: 292–300.

Burnham, K.P. & Anderson, D. R., 2001. Kullback–Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research*, 28: 111–119.

Canning-Clode, J., Valdivia, N., Molis, M., Thomason, J. C. & Wahl, M., 2008. Estimation of regional richness in marine benthic communities: quantifying the error. *Limnology and Oceanography: Methods*, 6: 580–590.

Chace, J. F. & Walsh, J. J., 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74: 46–69.

Chao, A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11: 265–270.

– 2005. Species richness estimation. In: *Encyclopedia of Statistical Sciences: 7909–7916* (N. Balakrishnan, C. B. Read & B. Vidakovic, Eds). Wiley, New York.

Chazdon, R. L., Colwell, R. K., Denslow, J. S. & Guariguata, M. R., 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of Northeastern Costa Rica. In: *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modeling: Conceptual Background and Old World Case Studies: 285–309* (F. Dallmeier & J. A. Comiskey, Eds). The Parthenon Publishing Group, Paris.

Colwell, R. K., 2006. *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*. Version 8. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.

Colwell, R. K. & Coddington, J. A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)*, 345: 101–118.

Colwell, R. K., Mao, C. X. & Chang, J., 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85: 2717–2727.

CONABIO, 2006. *Capital natural y Bienestar social*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Dale, V. H. & Beyeler, S. C., 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*, 1: 3–10.

De la Fuente-Díaz-Ordaz, A. A., 2003. *Estructura de las comunidades de aves en los parques urbanos de Puebla y su entorno*. Tesis Profesional, Universidad de las Américas Puebla, Puebla.

Díaz-Francis, E. & Soberón, J., 2005. Estatistical

- estimation and model selection of species–accumulation functions. *Conservation Biology*, 19: 569–573.
- Flather, C. H., 1996. Fitting species–accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity. *Journal of Biogeography*, 23: 155–168.
- Fonderflick, J., 1998. *Méthodes d'étude des peuplements d'oiseaux*. Les Publications du Centre d'Expérimentation Pédagogique. Ministère de l'Agriculture, Florac.
- González-Oreja, J. A., Barillas Gómez, A. L., Bonache-Regidor, C., Buzo-Franco, D., García Guzmán, J. & Hernández-Santín, L., en prensa. Does habitat heterogeneity affect bird community structure in urban parks? A case study in the city of Puebla (México). In: *New Directions in Urban Bird Biology & Conservation* (P. Warren & C. A. Lepczyk, Eds.). Studies in Avian Biology.
- González-Oreja, J. A., Bonache-Regidor, C., Buzo-Franco, D., De la Fuente-Díaz-Ordaz, A. A. & Hernández-Santín, L., 2007. Caracterización ecológica de la avifauna de los parques urbanos de la Ciudad de Puebla (México). *Ardeola*, 54(1): 53–67.
- González-Oreja, J. A., Garbisu, C., Mendarte, S., Ibarra, A. & Albizu, I., 2010. Assessing the performance of nonparametric estimators of species richness in meadows. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1417–1436.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379–391.
- Hellmann, J. J. & Fowler, G. W., 1999. Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness. *Ecological Applications*, 9: 824–834.
- Hernández-Santín, L. & Buzo-Franco, D., 2004. *Dinámica espacial y temporal de la comunidad de aves en los parques urbanos de Puebla y su entorno*. Tesis Profesional, Universidad de las Américas Puebla, Puebla.
- Hobbs, N. T. & Hilborn, R., 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self teaching. *Ecological Applications*, 16(1): 5–19.
- Hortal, J., Borges, P. A. V. & Gaspar, C., 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology*, 75: 274–287.
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J., 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8: 151–161.
- Jiménez-Valverde, A., Jiménez-Mendoza, S., Martín Cano, J. & Munguira, M. L., 2006. Comparing relative model fit of several species–accumulation functions to local Papilionoidea and Hesperioidea butterfly inventories of Mediterranean habitats. *Biodiversity and Conservation*, 15: 177–190.
- Leitner, W. & Turner, W. R., 2001. Measurement and analysis of biodiversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity, Volume 4*: 123–144 (S. A. Levin, Ed.). Academic Press, Princeton.
- Lim, H. C. & Sodhi, N. S., 2004. Responses of avian guilds to urbanization in a tropical city. *Landscape and Urban Planning*, 66: 199–215.
- Longino, J. T., Coddington, J. & Colwell, R. K., 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83: 689–702.
- López-Gómez, A. M. & Williams-Linera, G., 2006. Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de la riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 78: 7–15.
- Magurran, A. E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Malden.
- 2007. Species abundant distributions over time. *Ecology Letters*, 10: 347–354.
- Marzluff, J. M., Bowman, R. & Donnelly, R., 2001a. (Eds.). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Kluwer Academic Press, Norwell.
- 2001b. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. In: *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*: 1–17 (J. M. Marzluff, R. Bowman & R. Donnelly, Eds.). Kluwer Academic Press, Norwell.
- McDonnell, M. J. & Pickett, S. T. A., 1990. Ecosystem structure and function along urban–rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 71: 1232–1237.
- McKinney, M. L., 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52: 883–890.
- Miller, J. R., Fraterrigo, J. M., Thompson, H. N., Theobald, D. M. & Wiens, J. A., 2001. Urbanization, avian communities, and landscape. In: *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*: 119–137 (J. M. Marzluff, R. Bowman & R. Donnelly, Eds.). Kluwer Academic Press, Norwell.
- Miller, J. R. & Hobbs, R. J., 2002. Conservation where people live and work. *Conservation Biology*, 16: 330–337.
- Moreno, C. E., 2001. *Métodos para Medir la Biodiversidad*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Moreno, C. E. & Halffter, G., 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149–158.
- Motulsky, H. & Christopoulos, A., 2003. *Fitting Models to Biological Data using Linear and Nonlinear Regression. A practical guide to curve fitting*. GraphPad Software, San Diego.
- Nichols, J. D., Boulinier, T., Hines, J. E., Pollock, K. H. & Sauer, J. R., 1998. Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conservation Biology*, 12: 1390–1398.
- O'Hara, R. B., 2005. Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin? *Journal of Animal Ecology*, 74: 375–386.
- Palmer, M. W., 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, 71: 1195–1198.
- Sarkar, S., 2002. Defining “biodiversity”: assessing biodiversity. *The Monist*, 85: 131–155.
- Savard, J. P. L., Clergeau, P. & Mennechez, G., 2000. Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Land-*

- scape and Urban Planning*, 48: 131–142.
- Soberón, J. & Llorente, J., 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480–488.
- StatSoft, Inc., 2004. STATISTICA (Data Analysis Software System), version 7. www.statsoft.com
- Thompson, G. G., Withers, P. C., Pianka, E. R. & Thompson, S. A., 2003. Assessing biodiversity with species accumulation curves; inventories of small reptiles by pit-trapping in Western Australia. *Austral Ecology*, 28: 361–383.
- Tjorve, E., 2003. Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, 30: 827–835.
- Walther, B. A. & Martin, J.–L., 2001. Species richness estimation of bird communities: how to control for sampling effort? *Ibis*, 143: 413–419.
- Walther, B. A. & Moore, J. L., 2005. The concepts of bias, precision, and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, 28: 1–15.
- Walther, B. A. & Morand, S., 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology*, 116: 395–405.
- Williams, M. R., 2008. Assessing diversity of diurnal Lepidoptera in habitat fragments: testing the efficiency of strip transects. *Environmental Entomology*, 37: 1313–1322.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical Analysis. Third Edition*. Prentice Hall. Upper Saddle River.
-